Bonner zoologische Beiträge	Band **51** (2002)	Heft 1	Seiten 35–49	Bonn, Juni 2003

Verwandtschaftsbeziehungen bei Schattenkolibris (Gattung *Phaethornis*, Aves, Trochilidae), ein Methodenvergleich

Christoph HINKELMANN[1]) & Renate VAN DEN ELZEN[2])

[1]) Lüneburg

[2]) Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.

Abstract. Computer-based phylogenetical analyses of the 26 hermit hummingbird species and 2 allospecies of the genus *Phaethornis* are compared with a cladogram arranged by hand. Differences resulted mainly from obscure character evaluation and coding. By omitting plesiomorphic characters and rechecking homoplasies in the PAUP analysis, both methods resulted in similar species arrangements. These differ from previous classifications of *Phaethornis* species, but are confirmed by ecological, behavioural and biogeographical arguments as well as by models of speciation events.

Key words. Hermit hummingbirds, phylogenetical analyses, cladogram, computer cladistics.

1. EINLEITUNG

Der Einsatz von Computerprogrammen für wissenschaftliche Analysen ist heute in allen Disziplinen zur Selbstverständlichkeit geworden. Während sich, vor allem im englischsprachigen Raum, Computerberechnungen auch für biosystematische Untersuchungen immer mehr durchsetzen und breite Akzeptanz finden (FOREY et al. 1992), sind in der deutschsprachigen Wissenschaftsszene Stimmen laut geworden, die sich kritisch mit der Art der Anwendung der „Computerkladistik" auseinandersetzen (WÄGELE 1994, 1995).

Weil der Disput um die Methoden der Programme vielfach auf wissenschaftstheoretischer und mathematischer Ebene ausgetragen wird (PLATNICK 1987, 1989; LUCKOW & PIMENTEL 1985; SANDERSON 1990; WÄGELE 1994 präsentiert eine Fallstudie), will die vorliegende Arbeit das Problem „Computerkladistik" an einem praktischen Beispiel allgemeinverständlich darstellen: Eine Verwandtschaftsstudie an Schattenkolibris (HINKELMANN 1988; HINKELMANN & SCHUCHMANN im Druck) wurde anhand der verwendeten morphologischen Merkmale am Computer wiederholt. Daneben liegt für einen Teil der Arten eine Stammbaumrekonstruktion nach biochemischen Daten vor (GILL & GERWIN 1989), die zu einer anderen Artengruppierung führt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen miteinander verglichen, die aufgetretenen Unterschiede und mögliche Ursachen diskutiert werden. Arten sind hier im Sinne des Biologischen Artkonzepts (MAYR 1942, 1963, 1982) aufgefasst und schließen auch gut unterscheidbare Subspezies mit ein, die im Sinne des Phylogenetischen Artkonzeptes (CRACRAFT 1983; MCKITRICK & ZINK 1988) eigenständige Arten darstellen. In seiner Aussagefähigkeit bei der Ermittlung von Verwandtschaftsverhältnissen zwischen Vogelarten erscheint uns das Biologische Artkonzept dem Phylogenetischen deutlich überlegen.

Bis auf die zwei morphologisch gut differenzierten Unterarten *Phaethornis (griseogularis) porcullae* und *P. (syrmatophorus) columbianus*, denen auch bei Anwendung des Biologischen Artkonzeptes möglicherweise Artstatus zukommt, wurden keine weiteren Subspezies in die Analysen einbezogen.

Die Analyse von HINKELMANN (1988) stützte sich ausschließlich auf morphologische Merkmale, weil nur diese Daten für alle Arten lückenlos zur Verfügung standen. Ethologische, bioakustische und biochemische Merkmale liefern zwar, wie mehrere Untersuchungen verschiedener Verhaltensweisen, Lautäußerungen (ARP 1957; DAVIS 1934, 1958; GRANTSAU 1968; HARGER & LYON 1980; HILTY 1975; HILTY & BROWN 1986; MOBBS 1971; NICHOLSON 1931; RUSCHI 1982, 1986; SCHUCHMANN 1987, 1995; SICK 1993; SKUTCH 1951, 1964; SNOW 1968, 1973, 1974, 1977, 1981; STILES & WOLF 1979) sowie molekularbiologische Ergebnisse (BLEIWEISS et al. 1994, GILL & GERWIN 1989) schließen lassen, interessante Hinweise zur Verwandtschaft, sind aber bisher nur für wenige Arten verfügbar.

Schattenkolibris bilden innerhalb der Familie der Kolibris (Trochilidae) eine monophyletische Gruppe, d. h. alle Arten lassen sich auf einen nur ihnen gemeinsamen Vorfahren zurückführen. Das Monophylum wurde aber auch schon anhand seiner morphologischen Merkmale – wie der Ausformung des Operculum nasale und anderer Schädel- bzw. Humerus-Merkmale (ZUSI 1980), des Tensor-propatagialis-brevis-Muskels (ZUSI & BENTZ 1982) und der Form des Nestes (JOHNSGARD 1983) – als Einheit zusammengefasst und entsprechend als eigene Unterfamilie (Phaethornithinae) klassifiziert (CABANIS & HEINE 1860; GOULD 1861; HINKELMANN 1988; GILL & GERWIN 1989). BLEIWEISS et al. (1994) erstellten nach Schmelzpunktmittelwertmatritzen von DNA-DNA

Hybridisierungen verschiedener Kolibri-Arten mit dem Fitch-Programm von PHYLIP Bäume genetischer Ähnlichkeiten. Auch dort erscheinen die untersuchten Schattenkolibri-Arten als geschlossene Artengruppe, denen eine zweite Gruppe aus allen anderen untersuchten Arten gegenübersteht. Acht Arten der Phaethornithinae entsprechen wiederum kleinen, in ihrer Morphologie übereinstimmenden und jeweils monophyletischen Einheiten, die in den Gattungen *Ramphodon* (1 Art), *Eutoxeres* (2 Arten), *Glaucis* (3 Arten) und *Threnetes* (2 Arten) klassifiziert sind. Sie sollen, weil ihre Beziehungen zur hier untersuchten Artengruppe geklärt sind, nicht weiter berücksichtigt werden. Die verbleibenden 28 Taxa (26 Arten und 2 morphologisch stark differenzierte Subspecies *P. griseogularis porcullae*, *P. syrmatophorus columbianus*) waren (und werden) in bisherigen Klassifikationen (PETERS 1945; WOLTERS 1975-1982; SIBLEY & MONROE 1990) alle in der Gattung *Phaethornis* zusammengefasst. HINKELMANN (1988) wertete einige Subspezies zu selbständigen Arten auf und ordnete weitere Subspezies anderen Arten zu, als dies in den gängigen Publikationen gehandhabt wurde. Die Art *gounellei* stellte er in eine eigene Gattung *Anopetia*. *Phaethornis longuemareus* erwies sich als ein polyphyletisches Taxon (HINKELMANN 1990a), d. h. es setzt sich aus Populationen unterschiedlicher Arten zusammen. Als Ergebnis seiner Untersuchungen stellt HINKELMANN (1988) ein Kladogramm der verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der (und zwischen den) *Phaethornis*-Arten vor (Abb. 1). Es weist zwei Schwestergruppen aus, denen eine Art, *Anopetia gounellei*, gegenübergestellt ist. Nur in wenigen Fällen konnte die Anordnung nach morphologischen Merkmalen nicht zweifelsfrei geklärt werden (Abb. 1; Buchstaben A-D, s. Diskussion). Dieses Kladogramm war daher unsere Arbeitshypothese, die durch die Computeranalysen getestet werden sollte.

Es ist nicht unumstritten, Unterarten in phylogenetischen Untersuchungen zu bearbeiten. Da jedoch der Status der einbezogenen Unterarten unklar ist und sie als allopatrische Populationen auch genetisch isoliert sind, wurden sie in die computergestützten Analysen mit einbezogen. Im "empirischen" Kladogramm sind daher nur 26 statt 28 Taxa dargestellt.

2. MATERIAL UND METHODE

Grundlage der Kladistik ist die Festlegung der Lesrichtung (=Polarität) homologer Merkmale. Hierfür bieten sich neben dem hier eingesetzten Außengruppenvergleich (Vergleich mit Taxa eines anderen Monophylums) der ontogenetische Vergleich und der Komplexitätsgrad der Merkmale an (WÄGELE 1995): Übereinstimmungen in Merkmalen (z. B. Säume bei Oberschwanzdeckenfedern ausgebildet) bzw. Merkmalsausprägungen (z. B. Farbe dieser Federsäume) mit den Außengruppen oder mit Jugendstadien bzw. einfache Strukturen gegenüber komplexeren, sind mit größter Wahrscheinlichkeit plesiomorph (Symplesiomorphien) und waren auch schon beim gemeinsamen Vorfahren zu finden. Apomorphe Merkmalszustände (vgl. Abb. 2) dagegen sind in den Außengruppen nicht zu finden. Sie sind stammesgeschichtlich jünger und nur sie informieren darüber, dass (und wo) Kladogenese (Artaufspaltung) stattgefunden hat.

Etwa zeitgleich mit der HENNIG'schen Methode der Kladistik (HENNIG 1982) in Europa entwickelte W. H. WAGNER in den USA nach dem Prinzip der Sparsamkeit (parsimony) eine Methode, phylogenetische Verwandtschaftsverhältnisse mathematisch zu erfassen, die so genannten Wagner-Bäume (WAGNER 1961). FARRIS (1970) schrieb das erste Computerprogramm zur Berechnung von Phylogenien. Der zugrunde liegende Algorithmus (Manhattan-Distanz, Häuserblock-Metrik, Farris-Distanz) entspricht dem Gedanken, dass die Evolution ihr Ziel – (Transformation) von Merkmalen – auf dem kürzesten Weg (=der geringsten Anzahl von Änderungsschritten) erreicht. Dabei ist die Richtung der Entwicklung offen gelassen, die Möglichkeit von Rückentwicklungen (in der Computerkladistik reversals genannt) ebenso wie Parallelentwicklungen (convergencies) sind bei den mathematischen Berechnungen einkalkuliert. Rück- und Parallelentwicklungen werden unter dem Begriff Homoplasien zusammengefasst.

Die klassische HENNIG'sche Analyse baut das Kladogramm (im Folgenden als traditionelles Kladogramm im Gegensatz zu den Computerbäumen bezeichnet) nur auf Synapomorphien auf; Symplesiomorphien dürfen nicht als konstituierende Merkmale herangezogen werden. Arten werden nach ihren Synapomorphien gruppiert, d. h. Merkmale und ihre

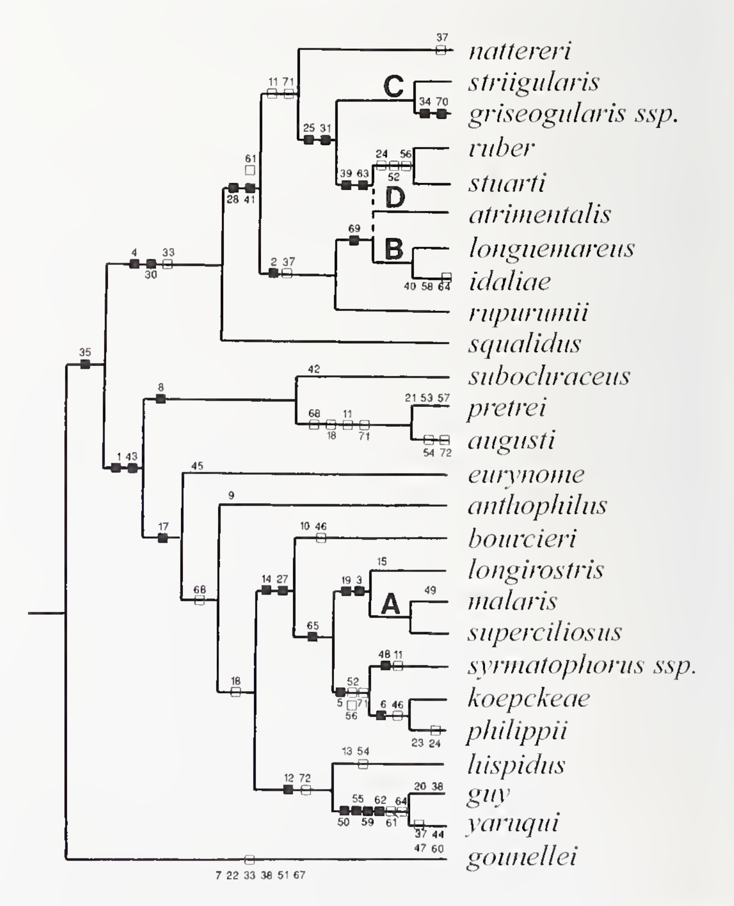


Abb. 1: Kladogramm von 26 Kolibri-Arten; geschlossene Symbole bezeichnen Synapomorphien, offene Homoplasien, Zahlen ohne Symbole Autapomorphien.

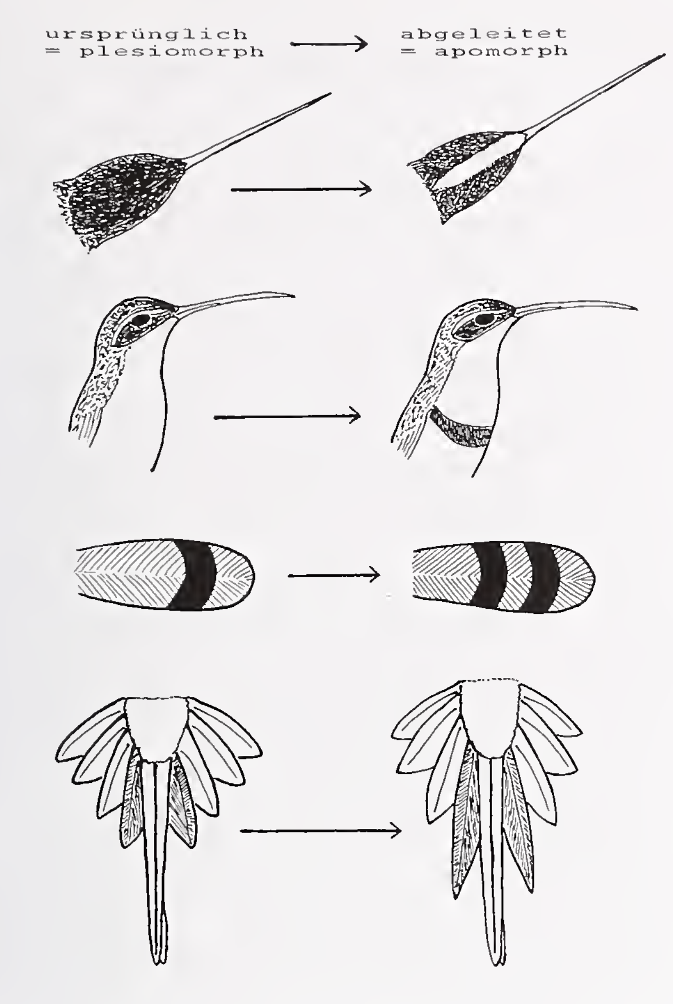


Abb. 2: Beispiele für Gefiedermerkmale bei Schattenkolibris (Gattung *Phaetornis*) in ursprünglichen (plesiomorphen) und abgeleiteten (apomorphen) Zuständen. Die Ziffern beziehen sich auf Merkmalsnummern in Abb. 1 und Tab. 1. Von oben: Ausbildung eines Kehlstreifs (18); Entwicklung eines Brustbands (39); Zeichnung der Oberschwanzdeckenfedern (14); Proportionen der Steuerfedern (8).

Zustände werden qualitativ beurteilt und danach die Arten zusammengestellt. Die Computerkladistik hingegen verwendet ein quantitatives (Distanz-) Maß, das Arten nach der geringsten Zahl von Änderungsschritten ihrer Merkmale und der Merkmale ihrer (hypothetischen) Vorfahren systematisiert (WILEY 1981; FOREY et al. 1992).

Für die Computeranalyse werden üblicherweise alle Merkmale bzw. Merkmalszustände ohne vorherige Auswahl oder Wertung in einer Datenmatrix kodiert. Es hat sich eingebürgert, alle ursprünglichen Merkmalszustände mit 0, alle abgeleiteten mit 1 (oder >1, falls eine Transformationsreihe vorliegt, d. h. ein Merkmal in mehreren Merkmalszuständen auftritt), zu beziffern, möglich ist jedoch jede Zahlenkombination. Durch die Berechnung des kürzesten Weges durch die Veränderungen der Merkmale bei den einzelnen Taxa und ihren (hypothetisch konstruierten) Vorfahren ergeben sich die Verzweigungen der Computerbäume. Findet das Programm durch Umkehr der Merkmalspolarisierung (z. B. von 0→1→>1 auf >1→0→1) einen kürzeren („sparsameren") Weg durch die Datenmatrix, wird dieser gewählt. Als Ergebnis entsteht nur im Idealfall ein einzelner Baum. Meistens werden mehrere Bäume gleicher Länge, aber mit anderer Topologie ausgegeben. Diese Bäume können nach einem programminternen Summierungsverfahren (strict consensus) zu einem einzigen Baum, dem "consensus tree" (Summierungsbaum) zusammengefasst werden. Er gibt darüber Auskunft, wo Arten eindeutig zugeordnet werden konnten und wo es mehrere alternative Zuordnungsmöglichkeiten gibt.

Bis heute haben sich von mittlerweile zahlreich verfügbaren systematischen Computerprogrammen für den PC drei (PHYLIP, PAUP und HENNIG86) durchgesetzt. Von diesen gelten PAUP und HENNIG86 allgemein als die zuverlässigsten (LORENZEN & SIEG 1991, SANDERSON 1990). Wir haben unsere Berechnungen mit PAUP MSDOS-Version 2.4.1. für den PC (SWOFFORD 1985) durchgeführt (s. a. Diskussion).

An 4234 Balgexemplaren aller 26 Arten (bzw. 28 Taxa) aus wissenschaftlichen Sammlungen Europas, Nord- und Südamerikas (siehe Appendix) waren 72 morphologische Merkmale (Gefiedermuster, -farben, Körperfarben, Proportionen) zu ermitteln (Tab. 1; weitere Einzelheiten s. HINKELMANN 1988).

Dreißig der 72 Merkmale fanden als Synapomorphien für den Aufbau des Kladogramms Verwendung (Abb. 1). Hier wurde das Grundmuster der übrigen vier Gattungen der Schattenkolibris für die Merkmalspolarisation verwendet (HINKELMANN 1988). Bei den Computeranalysen erfolgte die Bewurzelung der Bäume nach einem „hypothetischen Vorfahren" mit ausschließlich plesiomorphen Merkmalszuständen (Hypothese 1; Abb. 3, Tab. 2). In weiteren Durchläufen wurden *Ramphodon naevius*, (Hypothese 2 und 3), danach die stets als Schwesterart ausgewiesene *Anopetia gounellei* als outgroup herangezogen (Hypothese 4-7, Tab. 2).

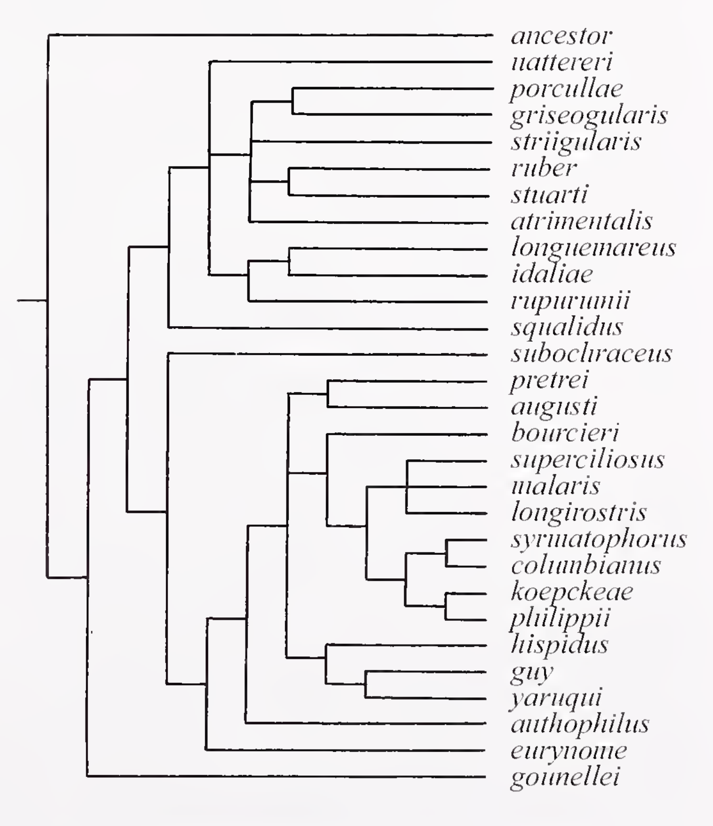


Abb. 3: Summierungsbaum von 86 gleich sparsamen Bäumen; 29 Taxa, 72 Merkmale, Bewurzelung hypothetischer Vorfahr (Hypothese 1 der PAUP Analysen).

Tabelle 1: Morphologische Merkmale zur Charakterisierung von Schattenkolibri-Arten der Gattung *Phaethornis* und von *Anopetia gounellei*. Die Nummern entsprechen denen in Abb. 1; die Polarität ist mit (0) für plesiomorph und (1) für apomorph angegeben.

01 Unterschwanzdeckenfedern: einfarbig (0); entlang der Rachis dunkler als außen (1).

02 Unterschwanzdeckenfedern: ockerfarben (0); weiß (nur ausnahmsweise hellocker getönt) (1).

03 Steuerfedersäume: weiß (0); weiß mit Ockeranteil bzw. ockerfarben mit Weißanteil, wechselnde Zusammensetzung (1).

04 Steuerfedersäume: weiß (0); Säume der 2 äußeren Steuerfederpaare obligat ockerorange; Säume der 3 inneren Paare weiß, ockerorange oder zweifarbig (1).

05 Steuerfedersäume: schmal und weiß (0); breit und ockerorange (1).

06 Steuerfedersäume: ockerorange (0); orangerot (1).

07 Äußere Anteile der Steuerfedern: schmal und weiß (0); flächig weiß (1).

08 Submedianes Steuerfederpaar: etwas länger als das nächstäußere, aber deutlich kürzer als das mittlere und mit schmalen Säumen (0); gegenüber den äußeren deutlich verlängert mit weißen Säumen und den Spitzen flächig weiß (1).

09 Steuerfedersäume: weiß (0); sehr hell (blass) braun (1).

10 Steuerfedersäume: weiß (0); sehr hell (blass) ockerfarben (1).

11 Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hell ockerfarbenem Endsaum (0); ohne dunkle Binden (reduziert) (1).

12 Endsaum der Oberschwanzdeckenfedern: hell ockerfarben (0); grau (nur immature Vögel mit obligat ockerfarbenen Säumen) (1).

13 Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hellem Endsaum (0); zusätzliche helle Binde im äußeren Bereich tritt häufig auf (1).

14 Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hellem Endsaum (0); mit 2 hellen (ockerfarben) und 2 dunklen Binden (beide inneren oft undeutlich) (1).

15 Oberschwanzdeckenfedern: mit 2 dunklen und 2 hellen Binden (0); mit 3 hellen und 2 dunklen Binden (3. dunkle kann innen angedeutet sein) (1).

16 Kehlregion dunkler als die Brust (kann bei ♀ fehlen), außer streifenartig erscheinenden, hellen Federsäumen keine Zeichnung (0).

17 Kehlregion: einheitlich dunkel (0); Auflösung durch schuppen-, seltener streifenartig angeordnete helle Federsäume (1).

18 Kehlstreif: nicht ausgebildet (0); ausgebildet (1).

19 Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); einheitlich ockerfarben (1).

20 Kehlstreif: weiß (0); orangefarben (1).

21 Kehlregion: einheitlich dunkel ockerfarben (0); mit undeutlich abgegrenztem, weißlich bis blass ockerfarbenem Kehlstreif (1).

22 Kehlregion: einheitlich (dunkel) ockerfarben (0); im Zentrum rötlichbraun, distal heller, sonst ohne Zeichnung (1).

23 Kehle: dunkel mit hellerem Kehlstreif (0); orangefarben, ohne Kehlstreif (reduziert) (1).

24 Kehlregion: dunkel ockerfarben mit weißem Kehlstreif (0); einheitlich orangefarben mit weißem Kinn (1).

25 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: gleich lang wie das der ♀ und zugespitzt (0); deutlich kürzer als das der ♀ und abgerundet (1).

26 Mittleres Steuerfederpaar der ♂ breiter als das der ♀ (0).

27 Mittleres Steuerfederpaar in beiden Geschlechtern gleich breit (1).

28 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: gleich lang mit dem der ♀ (0); etwas kürzer als das der ♀ (1).

29 Flügel der ♂ länger als die der ♀ (0).

30 Flügel bei ♂ etwa ebenso lang wie bei ♀ (1).

31 Flügel: bei ♂ und ♀ etwa gleich lang (0); bei ♂ kürzer als bei ♀ (1).

32 Schnäbel der ♂ länger (und meist schwächer gebogen) als die der ♀ (0).

33 Schnäbel in beiden Geschlechtern gleich lang (und kein Unterschied in der Form) (1).

34 Mittleres Steuerfederpaar: mit Ausnahme der Säume einheitliche Färbung (0); mit subterminaler grauer Binde (1).

35 Mittleres Steuerfederpaar: gleich lang wie submedianes Paar, terminal gleich breit wie basal (0); Länge aller 5 Steuerfederpaare abgestuft, mittleres Paar am längsten und terminal schmaler als basal (1).

36 Mittleres Steuerfederpaar terminal ebenso breit wie basal und und ebenso lang wie das submediane (0).

37 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: leicht abgerundet (0); dreieckähnlich zugespitzt (1).

38 Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: lang und schmal, leicht abgerundet (0); schreibfederartig verjüngt (1).

39 Brustregion: einheitliche Färbung (0); Brustband ausgebildet (dunkle Federn auf hellem Grund; können auch fleckartig vorhanden sein) (1).

40 Unterseite, besonders Brustregion, der adulten ♂: (dunkel) ockerfarben (0); tiefdunkelbraun (1).

41 Steuerfedersäume der adulten ♂: gleich breit wie bei ♀ (0); schmaler als die der ♀ (1).

42 Bartstreifen: schmal (0); breiter als bei übrigen Arten (1).

43 Mittleres Steuerfederpaar: weiße Spitze wenig ausgedehnt (0); in beiden Geschlechtern mit ausgedehnter weißer Spitze (kann bei adulten ♂ fehlen) (1).

44 Mittleres Steuerfederpaar: ausgedehnte weiße Spitze (0); kaum ausgedehnte weiße Spitze (reduziert) (1).

45 Oberkopf: dunkelgrüne bis olivgrüne Federn (0); ockerfarbene Federsäume (Jugendmerkmal) bleiben zeitlebens erhalten (1).

46 Schnabel: gebogen, bei ♀ meist etwas stärker als bei ♂ (0); gerade (allenfalls bei ♀ ist eine sehr leichte Biegung wahrnehmbar) (1).

47 Schnabel: gebogen (0); deutlich weniger gebogen als derjenige nah verwandter Arten, besonders bei ♂ (1).

48 Schnabel: gebogen (0); deutlich stärker gebogen als derjenige nah verwandter Arten (1).

49 Kehlstreif: in beiden Geschlechtern gleich deutlich ausgebildet (0); bei ♀ deutlicher als bei ♂ (1).

50 Steuerfedersäume an den äußeren 4 Paaren: vorhanden (0); bei adulten ♂ reduziert (1).

51 Oberschnabelbasis: nicht unterschieden vom übrigen Oberschnabel (0); verbreitert, Unterschnabelbasis ist seitlich umschlossen (1).

52 Bauch: ockerfarben bis grau (0); orangerot (1).

53 Bauch: hell ockerfarben (0); rötlich zimtfarben (1).

54 Bauch: hell ockerfarben (0); weißlich bis hellgrau (1).

55 Bauch: ockerfarben bis grau (0); dunkelgrau bis grauocker (1).

56 Brust: ockerfarben (0); orangefarben (1).

57 Brust: hell ockerfarben (0); rötlich zimtfarben (1).

58 Brust adulter ♂: (dunkel) ockerfarben ohne irisierende Federn (0); dunkelbraun mit einzelnen irisierenden Federn (1).

59 Brust adulter ♂: ockerfarben bis grau (0); dunkelgrau mit irisierenden Federn, deren Zahl mit dem Alter zunimmt (1).

60 Brust mit irisierenden Federn: nur adulte ♂ (0); auch bei adulten ♀ (1).

61 Brustregion adulter ♂: gleiche Färbung wie bei ♀ (0); dunkler (bzw. intensiver) gefärbt als die der ♀ (1).

62 Unterschwanzdeckenfedern: Färbung wie Bauchgefieder (0); Auftreten einzelner irisierender Federn neben normal gefärbten (1).

63 Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat dunkelgrün (1).

64 Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat bläulichgrün (1).

65 Kehlseiten beiderseits des Kehlstreifs: gleiche Färbung wie Brust (0); dunkler als die Brust (1).

66 Unterschnabelbasis gelb (kann leicht orangefarben sein) (0).

67 Unterschnabelbasis: gelb (0); grünlichgelb; Oberschnabel kann teilweise ebenfalls hell sein (1).

68 Unterschnabelbasis: gelb (0); orangefarben bis rot (1).

69 Kehlregion: Färbung wie Brust, (dunkel) ockerfarben, nur etwas intensiver (0); intensiv dunkelbraun (besonders bei ♂) (1).

70 Äußere Handschwingen: leicht abgerundet (0); zugespitzt (1).

71 Oberschwanzdeckenfedern: klein, dunkelgrün (irisierend) (0); auffällig verlängert, mit breiten orangeroten Säumen (1).

72 Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); weiß (1).

Tabelle 2: Daten und Ergebnisse aller PAUP Analysen (gleichbleibende Parameter: OPT = Farris, SWAP = Global, ADDSEQ = Closest, MULPARS, ROOT = Hypanc bzw. Outgroup).

Analyse	Zahl der Taxa	Zahl der Merkmale	Bewurzelung	Vorgabe eines Kladogramms	Anzahl der Lösungen	Baumlänge	CI
Hypothese 1	29	72	hypothetischer Vorfahr	nein	86	110	0,655
Hypothese 2	29	72	Außengruppe = *Ramphodon*	nein	96	109	0,661
Hypothese 3	29	72	Außengruppe = *Ramphodon*	ja	94	109	0,661
Variante 1)	28	24	Außengruppe = *gounellei*	nein	98	37	0,838
Variante 2)	28	24	Außengruppe = *gounellei*	nein	99	26	0,923
Variante 3)	28	24	Außengruppe = *gounellei*	ja	99	26	0,923
Variante 4)	28	24	Außengruppe = *gounellei*	nein	9	66	0,894

3. ERGEBNISSE

Zunächst wurden alle 72 Merkmale, in denen sich die Arten voneinander unterscheiden ließen, in die Analyse einbezogen und kodiert. Dies ergab, je nach Bewurzelung (hypothetischer Vorfahr oder Schwestergruppe), 86 bis 96 gleich sparsame Lösungen (Tab. 2). Ihre Summierungsbäume unterscheiden sich deutlich vom Kladogramm (Abb. 1, 3–6). Der Summierungsbaum der Analyse mit dem hypothetischen Vorfahren z. B. lässt an mehreren Stellen (alle Mehrfachgabelungen in Abb. 3) eine eindeutige Aufspaltung in Schwestergruppen nicht zu; es wurden jeweils mehrere Lösungen (alle denkbaren dichotomen Gabelungen) gefunden. Grundsätzliche Übereinstimmungen mit dem traditionellen Kladogramm bestehen in der Plazierung aller *Phaethornis*-Arten in zwei Schwestergruppen, denen *A. gounellei* gegenübersteht. Unterschiede bestehen in der Zuordnung einzelner Arten innerhalb der Schwestergruppen: Bei den größeren *Phaethornis*-Arten (*P. yaruqui* bzw. *P. eurynome* bis *P. subochraceus*, obere Gruppe in Abb. 1, 3) ordnete PAUP *P. anthophilus, P. eurynome, P. augusti, P. pretrei* und *P. subochraceus* anders zu. Bei den Arten mit geringerer Körpergröße (*P. squalidus* bis *P. nattereri*, untere Gruppe in Abb. 1, 3) fällt als wesentlichster Unterschied die Anordnung von *P. striigularis* auf. *P. atrimentalis* kann auch vom Computerprogramm nicht eindeutig eingegliedert werden.

Wie lassen sich die Unterschiede zwischen den Ergebnissen der beiden Analysen erklären? Können die Ergebnisse der Computerkladistik als zusätzliche Möglichkeiten, als Alternativhypothesen zum Kladogramm aufgefasst werden? Uns haben diese ersten Computer-Ergebnisse noch nicht befriedigt. Als Qualitätsmaße können der Consistency Index und der Retention Index (CI und RI; FARRIS 1989), das sind Maße für die Folgerichtigkeit der Polaritäten, bzw. das Ausmaß von Parallelentwicklungen) herangezogen werden. Auch die Anzahl der gefundenen „gleich sparsamen" Bäume kann als Maßstab für die hierarchische Information des Datenmaterials gelten (SWOFFORD 1985; ALROY 1994). Mit 0,655 ist der CI vergleichsweise niedrig, die Bäume sind mit 110 Schritten für die vorgegebenen Daten zu lang, 86 Bäume als Alternativhypothesen deuten auf widersprüchliche Daten in der Matrix hin.

In der Einzelbetrachtung der Bäume finden sich auch Schwestergruppenverhältnisse, die in Widerspruch zu Erklärungsmöglichkeiten ihrer Verbreitungsgeschichte und Artbildung stehen. *P. hispidus/guy/yaruqui* sind bei fast der Hälfte der Bäume als Schwestergruppe zu *P. pretrei/augusti* gestellt; als Alternative ist – in Übereinstimmung mit dem Kladogramm – eine Zuordnung dieser drei Arten zu den Schwestergruppen *P. pretrei/augusti* einerseits und *P. bourcieri/superciliosus/longirostris/malaris/syrmatophorus/columbianus/ koepckeae/philippii* gefunden worden, allerdings als Polytomie. Weiter stehen *P. eurynome* und *anthophilus* jeweils als Seitenäste zu allen „großen Arten des Kladogramms" (untere Gruppe in Abb. 1, 3). Die von HINKELMANN (1988) (nach Synapomorphie 8 und einer für die übrigen Arten der Gattung untypischen Anpassung an trockenere Lebensräume) als zusammengehörig ausgewiesenen *P. subochraceus, P. pretrei* und *P. augusti* sind auseinander gerissen. Erstere steht als Seitenast zu den „großen" Arten (untere Gruppe Abb. 1, 3, s. a. Diskussion).

Ein weiteres Argument gibt uns wiederum das Computerprogramm aus seinen in einer Liste vorgeschlagenen Merkmalstransformationsreihen und Homoplasien. Bei Hypothese 1 (Tab. 2) waren 27 der 72 Merkmale als Homoplasien ausgewiesen, d. h. als Synapomorphien verblieben 45 Merkmale, in der kladistischen Analyse 30. Von diesen stimmten aber nur 17 mit den vom Computer als Synapomorphien bestimmten Merkmalen überein.

Variante 1

Nach dem HENNIG'schen Argumentationsschema dürfen nur Synapomorphien für den Aufbau eines Kladogrammes herangezogen werden. Sie sind nach WÄGELE (1994) „gute Merkmale", da sie als vom gemeinsamen Vorfahren geerbte Neuerwerbungen phylogenetische Information enthalten. Da aber in den ersten Analysen alle konstituierenden Merkmale verwendet wurden, haben wir im nächsten Schritt geprüft, ob bei alleiniger Eingabe von Synapomorphien der Computerbaum mit dem Kladogramm übereinstimmt. Alle Merkmalszustände von *gounellei* wurden mit 0 kodiert und bei allen übrigen Arten 0 für plesiomorphe, 1 für apomorphe Zustände bzw. 2 bei Merkmalstransformationsreihen vergeben. Die 30 Synapomorphien wurden, da es mehrere redundante Merkmale gab, auf 24 reduziert (Hypothese 4, Tab. 2).

Das Programm fand immer noch sehr viele (98) gleich sparsame Lösungen, aber (dem verringerten Datenmaterial entsprechend) mit einer geringeren Länge von 37 (gegenüber 110) Schritten und mit einem verbesserten CI (0,838), d. h. mit weniger Homoplasien. Zwei der vorgeschlagenen 98 Lösungen gleichen dem Kladogramm, an 4 Punkten konnte PAUP die Verzweigungen nicht dichotom auflösen (Abb. 4): 1.) Die Verzweigungen bei den Subspezies von *P. griseogularis* (Nominatform und *porcullae*) und *striigularis* waren nicht zu trennen, 2.) *atrimentalis* wurde zwar eindeutig dem Artenpaar *ruber/stuarti* zugeteilt, aber in einer trichotomen Verzweigung. 3.) die Verzweigungen von *subochraceus/pretrei/augusti* sowie von 4.) *superciliosus/longirostris/malaris* waren ebenfalls nicht dichotom aufzulösen.

Varianten 2 und 3

Bei einer vereinfachten Kodierung der Matrix mit nur 2 Ziffern, nämlich 0 für plesiomorphe Merkmalszustände und 1 für alle Apomorphien, verkleinerte sich die Zahl der benötigten Verknüpfungen auf 26 Schritte, der CI erreichte 0,923. Die Zahl der Bäume, also der Alternativhypothesen, erhöhte sich aber um eine auf 99 und das Programm konnte zusätzlich zu den vier Polytomien bei der vorhergegangenen Analyse eine weitere für die Unterarten von *syrmatophorus* (Nominatform und *columbianus*) nicht auflösen und stellte sie gleichwertig zum Artenpaar *koepckeae/ philippii* (Abb. 5). Die übrigen Anordnungen entsprechen Variante 1 (Abb. 4).

In einem nächsten Schritt haben wir geprüft, wie PAUP das „empirische" Kladogramm bewertet und es als Startpunkt für die Computeranalyse (topology-Befehl) eingegeben. Diese Methode wird als „heuristische Methode" von Kitching (1992) generell zur Bearbeitung größerer Datensätze (mehr als 25 Taxa) mit einem großen Anteil an Homoplasien vorgeschlagen. Die Vorgabe des Kladogrammes als Startpunkt für eine PAUP-Analyse (Hypothesen 3 und 6) veränderte das ursprünglich errechnete Ergebnis nicht (Tab. 2).

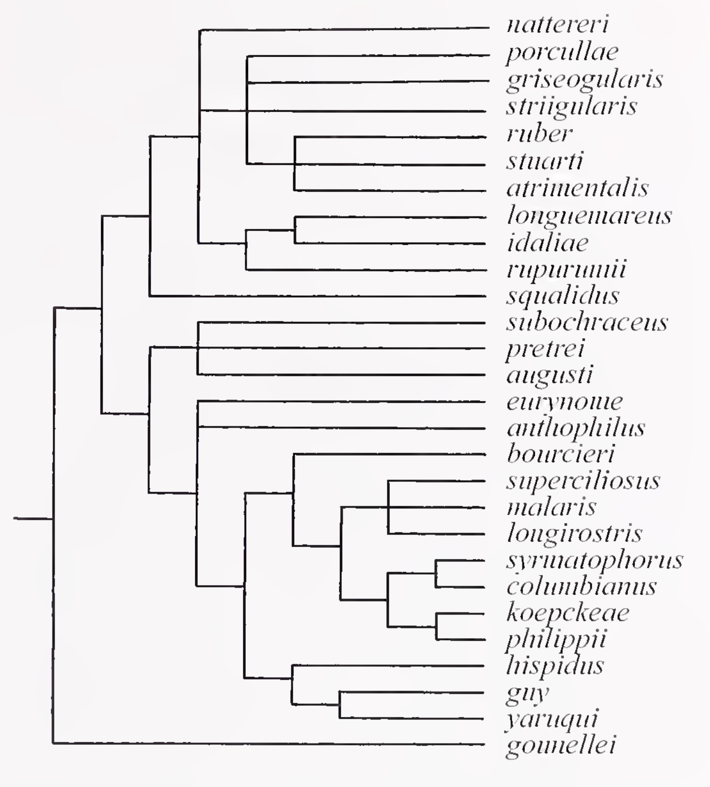


Abb. 4: Summierungsbaum von 50 der 98 gleich sparsamen Bäume; 28 Taxa, 24 Merkmale, Bewurzelung Außengruppe *gounellei* (Hypothese 4 der PAUP Analysen).

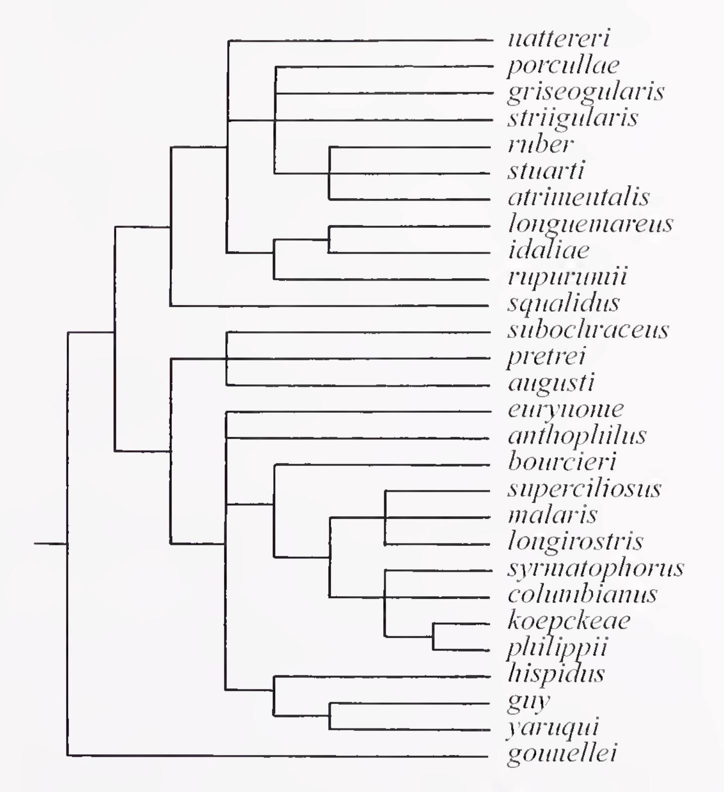


Abb. 5: Summierungsbaum von 50 der 99 gleich sparsamen Bäume; 28 Taxa, 24 Merkmale, Bewurzelung Außengruppe *gounellei*, mit und ohne Vorgabe des Kladogrammes aus Abb. 1 (Hypothesen 5 und 6 der PAUP Analysen).

Variante 4

So trugen wir der Möglichkeit Rechnung, dass die bis dahin eingesetzten Datenmatritzen (Analyse aller 72 Merkmale bzw. der 24 Synapomorphien) nicht richtig strukturiert waren. Dies konnte sowohl an der Wahl ungeeigneter Merkmale (falscher Einschätzung der Synapomorphien), an Merkmalskonflikten, d. h. Überschneidungen in den konstituierenden Merkmalen für monophyletische Gruppen, aber auch an der geringen Zahl an Merkmalen liegen. Für mathematisch-statistische Verfahren ist nachgewiesen, dass sich das Verhältnis von der Zahl der Merkmale zur Zahl der Taxa (OTUs) auf die Qualität der Analysen auswirkt. Je höher die Zahl der Merkmale, desto stabiler und genauer ist das zu erwartende Ergebnis (Rohlf & Wooten 1988; Rohlf et al. 1990). Mooers et al. (1995) bestätigten die Arbeit von Guyer & Slowinski (1991), nach der jede Abzweigung in einem Baum von 5 Merkmalen gestützt sein sollte. Diese Voraussetzungen sind bei unserem Zahlenverhältnis 72 Merkmale zu 28 Taxa bei 54 bis 56 Knoten nicht erfüllt. Darüber hinaus ist denkbar, dass bei der Analyse des kompletten Datensatzes von 72 Merkmalen das Merkmalsmosaik durch das geringe Verhältnis von Synapomorphien zu Symplesiomorphien, Homoplasien und Autapomorphien nicht genügend hierarchische Information enthält (Alroy 1994). Da die Zahl der Homoplasien und Autapomorphien die Zahl der Synapomorphien im Datensatz übersteigt, können sie das Ergebnis „verrauschen". Beim verringerten Datensatz wiederum ist die Voraussetzung des Zahlenverhältnisses Merkmale zu Taxa noch ungünstiger und die geringe Zahl der Synapomorphien reicht nicht

einmal für jede der notwendigen Verzweigungen aus. Dies gilt auch für das (klassische) Kladogramm (Abb. 1, s. a. Diskussion).

Beim Auftreten von Merkmalskonflikten (Homoplasien) schlägt SIEBERT (in FOREY et al. 1992) vier Lösungswege vor: Eine Neubewertung der Merkmale, Gewichtung von Merkmalen, Analyse der Transformationsreihen (TSA) und Summierungsbäume. Da Summierungsbäume keine Konflikte lösen, sondern diese einfach als Mehrfachverzweigungen an den kritischen Knotenpunkten darstellen, blieben nur eine Neubewertung (und damit auch Analyse der Transformationsreihen) oder Gewichtung der Merkmale als Lösung. Durch ihre Bezifferung mit 1 (gegenüber 0 für den plesiomorphen Merkmalszustand) sind nach WHEELER (1986) Synapomorphien schon „gewichtet", bzw. ist durch den Ausschluss von Plesiomorphien eine gewichtende Auswahl der Merkmale bereits getroffen. Deshalb verblieben wir dabei, die Merkmale der Grundmatrix neu zu bewerten: Von den 72 Merkmalen war in den 30 (bzw. 24 bei Ausschluss der Redundanzen) Synapomorphien eine eindeutige Hierarchie vorgegeben. Von den verbleibenden 45 Merkmalen waren in der kladistischen Analyse bei Berücksichtigung von 28 Taxa 5 als Symplesiomorphien (Merkmale 16, 26, 29, 32, 66), 23 als Autapomorphien (Merkmale 9, 10, 13, 15, 20, 21, 23, 34, 38, 40, 42, 44, 45, 47, 48, 49, 53, 57, 58, 60, 70 der *Phaethornis*-Arten sowie 7, 22, 36, 51, 67 bei *Anopetia gounellei*) und 14 als Homoplasien (11, 18, 24, 33, 37, 46, 52, 54, 56, 61, 64, 68, 71, 72) ausgewiesen.

Bei der Suche nach „schlechten" Merkmalen, das heißt solchen Merkmalen, die keine monophyletischen Gruppen ausweisen, wurden zunächst Symplesiomorphien aus der Grundmatrix entfernt. Die Merkmale 29 bis 31 z. B. halten Sexualdimorphismus in den Flügelproportionen fest, nur wurde der plesiomorphe Zustand der Merkmale 30 und 31 – Flügel der ♂ > ♀ – als eigenes Merkmal (29) kodiert. Ähnliches lag bei den übrigen 4 Symplesiomorphien vor. Auch Autapomorphien (abgeleitete Merkmale, die nur innerhalb einer taxonomischen Ebene auftreten) wurden wegen ihrer fehlenden phylogenetischen Aussagekraft nicht mehr in die Matrix eingetragen.

Eine genauere Analyse aller 14 zuvor als Homoplasien definierten Merkmale ergab, dass sich einige in den vermuteten Abstammungseinheiten in morphologischen Details voneinander unterscheiden lassen und damit als Synapomorphien auszuweisen sind.

Unter den Synapomorphien befinden sich auch einige, deren phylogenetischer Aussagewert von weiteren ökologischen oder biologischen Merkmalen dieser Arten untermauert wird. Eine weiße Färbung der Unterschwanzdeckenfedern (Merkmal 2) charakterisiert vier der kleinsten Arten der Gattung (obere Klade in Abb. 1), deren Verbreitungsgebiet sich auf Teilbereiche (Randgebiete und trockenere Zonen) des Tieflandregenwalds beschränkt.

Eine auffällige Verlängerung des zweiten Steuerfederpaares (das dem mittleren nächste) kennzeichnet die Arten *P. subochraceus, P. pretrei* und *P. augusti* (Merkmal 8, Tab. 1; Merkmal 7, Tab. 3). Sie alle besiedeln trockenere Lebensräume außerhalb der geschlossenen Regenwaldgebiete, *P. pretrei* und *P. augusti* weichen auch durch von allen übrigen Schattenkolibris unterschiedliche Konstruktion und Standort ihrer Nester ab (von *P. subochraceus* liegt keine verlässliche Nestbeschreibung vor).

Weiterhin hat die Artengruppe *P. syrmatophorus, P. philippii* und *P. koepckeae* deutlich breitere und ockerorangefarbene Steuerfedersäume (Merkmal 5) neu ausgebildet. Diese Arten stimmen in der ökologischen Beschränkung auf besonders feuchte Waldgebiete und in der Abweichung der Schnabelform vom Grundmuster überein: *P. syrmatophorus* hat einen deutlich stärker gebogenen Schnabel und lebt in höheren Zonen, *P. philippii* und *P. koepckeae* dagegen haben einen (fast) geraden Schnabel und besiedeln das Tiefland bzw. isolierte Vorgebirge der Anden.

Eine ähnliche Situation findet sich in der Artengruppe *P. hispidus, P. guy* und *P. yaruqui*, die im Adultgefieder graue Endsäume der Oberschwanzdeckenfedern (Merkmal 12, Tab. 1, Merkmal 11, Tab. 3) neu erworben hat. Nur dieses eine Merkmal teilt das durch Synapomorphien (Merkmale 50, 55, 59, 62, Tab. 1; Merkmale 24 und 37, Tab. 3) gut charakterisierte Artenpaar *P. guy/P. yaruqui* mit *P. hispidus*. Auch diese drei Arten sind auf besondere Teilbereiche des Feuchtregenwaldes beschränkt: *P. yaruqui* besiedelt besonders feuchte Gebiete (westlich der Anden), *P. guy* höhere Zonen und *P. hispidus* ausschließlich die flussbegleitende Vegetation.

Es darf allerdings nicht außer Acht gelassen werden, dass Verbreitungsmuster und Vorkommen in bestimmten Lebensräumen auch auf Konkurrenzvermeidungsstrategien und damit Parallelentwicklungen zurückzuführen sein könnten (HINKELMANN 1990b). Deshalb haben wir in der PAUP-Analyse auf eine Gewichtung einzelner Merkmale (weights command) bewusst verzichtet.

Die jetzt sowohl in der Auswahl der Merkmale als auch in der Zahlen-Strukturierung verbesserte Matrix mit 50 statt nur 24 Synapomorphien (Tab. 3) ergab nach Berechnung mit dem als Außengruppe eingesetzten *gounellei*, dessen Merkmalszustände als plesiomorph vorgegeben waren, nur noch neun Bäume als mögliche Verwandtschaftsverhältnisse, deren Summierungsbaum (consensus tree) Abb. 6 darstellt. Mit einer Länge von 66 Schritten und einem CI von 0. 894 halten wir das Ergebnis dieser Analyse für das beste. Die Topologie der Arten stimmt auch weitge-

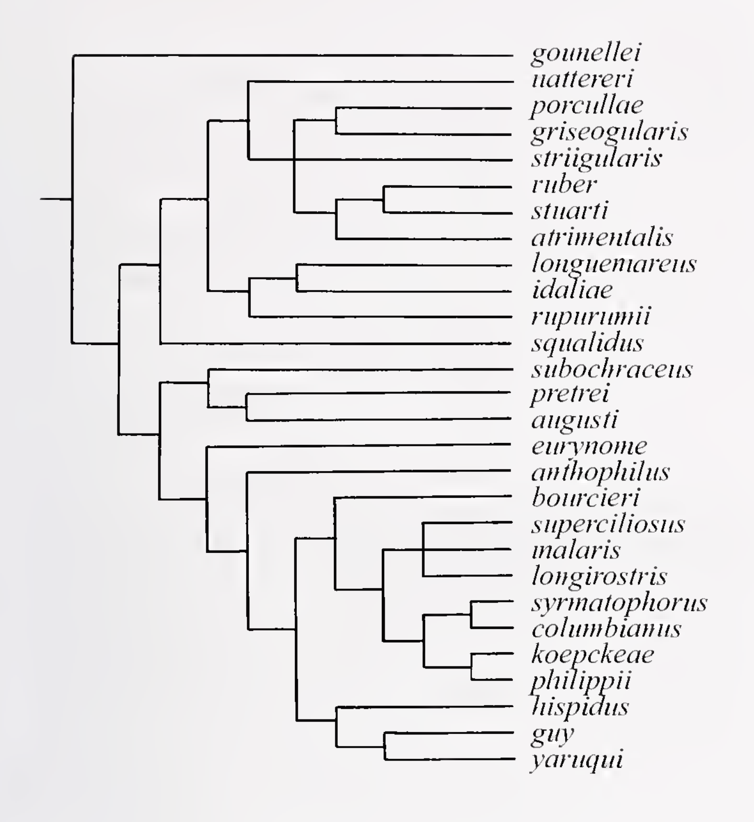


Abb. 6: Summierungsbaum von 9 gleich sparsamen Lösungen; 28 Taxa, 50 Merkmale, Bewurzelung Außengruppe *gounellei*, ohne Vorgabe eines Kladogrammes (Hypothese 7 der PAUP Analysen).

hend mit dem empirisch ermittelten Kladogramm überein. Als gemeinsames Ergebnis der morphologischen Methoden bleibt bestehen:

– Alle Bäume, gleich welcher „Bewurzelung" – durch ein reales Taxon als Außengruppe (*Ramphodon naevius*, *Anopetia gounellei*) oder einen hypothetischen Vorfahren – weisen *gounellei* als Schwesterart aller übrigen Arten aus. Bei einer Bewurzelung der Bäume mit *gounellei* als Außengruppe respektive gelingt eine Topologie der verbleibenden Taxa als monophyletische Innengruppe. Dies spricht für die Sonderstellung der Art *gounellei*, die bereits von SIMON (1921) aus der Gattung *Phaethornis* abgetrennt und in eine eigene Gattung *Anopetia* überstellt wurde.

– Die „großen" und die „kleinen" Arten bilden ihrerseits monophyletische Einheiten.

– *P. bourcieri* und *P. philippii*, die auf Grund des (fast) geraden Schnabels als Schwesterarten eng verwandt zusammengestellt wurden, sind nur weitläufig miteinander verwandt.

– *P. hispidus* ist die Schwesterart von *P. yaruqui/guy*.

– *P. syrmatophorus* und *P. philippii* gehen auf eine gemeinsame Stammart zurück (der phänotypisch vermittelnde und ebenfalls zu dieser Artengruppe gehörende *P. koepckeae* wurde erst 1977 beschrieben).

Tabelle 3: Morphologische Merkmale (Synapomorphien und neu kodierte Homoplasien) zur Charakterisierung von *Phaethornis*-Arten. Plesiomorphien und Autapomorphien sind vernachlässigt, deshalb fehlen auch Merkmale von *Anopetia gounellei* (Nr. alt bezeichnet die jeweilige Position in Tabelle 1; Nr. neu entspricht den in Hypothese 7 kodierten Merkmalen).

Nr. neu	(Nr. alt)	
1	(1)	Unterschwanzdeckenfedern: einheitliche Färbung (0); entlang der Rachis dunkler als außen (1).
2	(2)	Unterschwanzdeckenfedern: ockerfarben (0); weiß (nur ausnahmsweise hellocker getönt).
3	(3)	Steuerfedern: weiß (0); weiß mit Ockeranteil bzw. ockerfarben mit Weißanteil, wechselnde Zusammensetzung (1).
4	(4)	Steuerfedersäume: weiß (0); Säume der 2 äußeren Federpaare obligat ockerorange; Säume der 3 inneren Paare weiß, ockerorange oder mit Anteilen beider Farben (1).
5	(5)	Steuerfedersäume: schmal und weiß (0); breit und orangefarben (1).
6	(6)	Steuerfedersäume: weiß (0); orangerot (1).
7	(8)	Submedianes Steuerfederpaar: wenig länger als nächstäußeres Paar, deutlich kürzer als mittleres (0); gegenüber den äußeren deutlich verlängert; Säume und äußere Anteile flächig weiß (1).
8	(11)	Oberschwanzdeckenfedern: grün mit hell ockerfarbenem Endsaum (0); rötlich orangefarben (1).
9	(11)	Oberschwanzdeckenfedern: grün mit hell ockerfarbenem Endsaum (0); zimtrot (1).
10	(11)	Oberschwanzdeckenfedern: grün mit hell ockerfarbenem Endsaum (0); orangerot (1).
11	(12)	Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hell ockerfarbenem Endsaum (0); mit 1 dunklen Binde und grauem Endsaum (nur immature Vögel mit obligat ockerfarbenen Säumen) (1).
12	(14)	Oberschwanzdeckenfedern: mit 1 dunklen Binde und hell ockerfarbenem Endsaum (0); mit 2 hellen (ockerfarben) und 2 dunklen Binden (beide innere oft undeutlich) (1).
13	(17)	Kehlregion: einheitlich dunkel gefärbt (0); Ausbildung schuppen-, seltener streifenartig angeordneter heller Federsäume (1).
14	(18)	Kehlregion: Schuppen- oder Streifenzeichnung (0); Ausbildung eines Kehlstreifs: weiß, ocker- oder orangefarben, bei brauner, irisierend dunkelgrüner, ocker- oder orangefarbener Unterseite; bei grauer Unterseite prominent und/oder deutlich abgegrenzt (1).

15 (19) Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); ockerfarben (1).

16 (21) Kehlregion: einheitlich dunkel ockerfarben (0); Ausbildung eines Kehlstreifs: weißlich bis blaßocker, bei zimtroter oder grauer Unterseite, undeutlich abgegrenzt (1).

17 (72) Kehlstreif: uneinheitliche Färbung (0); weiß (1).

18 (24) Kehle und Kinn: (dunkel) ockerfarben (0); orangerot, Kinn weiß (1).

19 (65) Kehlseiten beiderseits des Kehlstreifs: gleiche Färbung wie Brust (0); dunkler als die Brust (1).

20 (69) Kehlregion: (dunkel) ockerfarben, gleiche Färbung wie Brust, aber etwas intensiver (0); intensiv dunkelbraun (besonders bei ♂) (1).

21 (39) Brust: einheitliche Färbung (0); Brustband ausgebildet (dunkle Federn auf hellerem Grund; können auch fleckartig ausgebildet sein) (1).

22 (56) Brust: ockerfarben (0); hell orangefarben (1).

23 (56) Brust: ockerfarben (0); orangerot (1).

24 (55, 59, 62) Brust und Bauch ockerfarben bis grau, Unterschwanzdeckenfedern wie Bauch gefärbt (0); Brust adulter ♂ dunkelgrau mit irisierenden Federn (Zunahme proportional zum Alter); Bauch dunkelgrau bis grauocker; Auftreten irisierender Unterschwanzdeckenfedern neben normal gefärbten (1).

25 (61) Brustregion: Färbung bei ♂ und ♀ gleich (0); Färbung adulter ♂ etwas intensiver (braun, ocker, orangefarben, orangerot, grau) gefärbt als die der ♀ (1).

26 (61) Brustregion: Färbung bei ♂ und ♀ gleich (0); Färbung adulter ♂ deutlich intensiver (dunkelgrün) gefärbt als die der ♀ (1).

27 (52) Bauch: ockerfarben bis grau (0); orangefarben (1).

28 (52) Bauch: ockerfarben (0); orangerot (1).

29 (25) Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: zugespitzt (0); abgerundet, zur Spitze hin nicht verjüngt (1).

30 (27) Mittleres Steuerfederpaar: bei ♂ breiter als bei ♀ (0); in beiden Geschlechtern gleich breit (1).

31 (28) Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: gleiche Länge wie ♀ (0); kürzer als das der ♀ (1).

32 (35) Mittleres Steuerfederpaar: terminal gleich breit wie basal, gleichlang wie submedianes (nächstäußeres) Paar (0); terminal schmaler als basal, Längen aller Federpaare abgestuft (1).

33 (37) Mittleres Steuerfederpaar der adulten ♂: leicht abgerundet (0); dreieckähnlich zugespitzt und ohne Blauglanz (1).

34 (43) Mittleres Steuerfederpaar: mit kleiner weißer Spitze (0); mit ausgedehnter weißer Spitze (1).

35 (41) Steuerfedersäume der adulten ♂: gleiche Breite wie bei ♀ (0); schmaler als die der ♀ (1).

36 (34) Mittlere Steuerfedern: abgesehen von hellen Endsäumen einheitlich gefärbt (0); subterminale graue Binde (1).

37 (50) Steuerfedersäume an den 4 äußeren Paaren: vorhanden (0); bei adulten (alten) ♂ reduziert (1).

38 (71) Oberschwanzdeckenfedern: klein, grün mit schmalem, hellen Endsaum (0); orangerot gefärbt, deutlich verlängert (1).

39 (71) Oberschwanzdeckenfedern: klein, grün mit schmalem, hellen Endsaum (0); zimtrot gefärbt, deutlich verlängert (1).

40 (71) Oberschwanzdeckenfedern: klein, grün mit schmalem, hellen Endsaum (0); rötlich orange gefärbt, deutlich verlängert (1).

41 (30) Flügel: bei ♂ länger als bei ♀ (0); bei ♂ ebenso lang wie bei ♀ (1).

42 (31) Flügel: bei ♂ “ ebenso lang wie bei ♀ (0); bei ♂ kürzer als bei ♀ (1).

43 (70) Äußere Handschwingen: abgerundet (0); zugespitzt (1).

44 (33) Schnabel: bei ♂ länger als bei ♀ (0); in beiden Geschlechtern ♀ gleich lang und ohne Verbreiterung der Oberschnabelbasis (1).

45 (46) Schnabel: (leicht) gebogen (0); gerade (bei orangefarbener Unterseite) (1).

46 (48) Schnabel: (leicht) gebogen (0); deutlich stärker gebogen als derjenige nah verwandter Arten (besonders bei ♂ deutlich) (1).

47 (68) Unterschnabelbasis: gelb (0); orange(gelb) bis rot (bei grauer Gefiederfarbe der Unterseite orangefarben, aber nicht rot) (1).

48 (68) Unterschnabelbasis: gelb (0); orangerot bis rot (bei zimtrotgrauer Gefiederfärbung der Unterseite) (1).

49 (63) Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat dunkelgrün (1).

50 (64) Oberseitenfärbung: dunkelgrün bis olivgrün irisierend (0); intensiver irisierend als bei nah verwandten Arten und obligat bläulichgrün (kann auch auf den Steuerfedern auftreten) (1).

– *P. squalidus* ist die Art mit den meisten ursprünglichen Merkmalen innerhalb der „kleinen" Arten der Gattung (obere Artengruppe, *nattereri* bis *squalidus* in Abb. 1, 3) und gehört nicht zu den „großen", eigentlichen *Phaethornis*-Arten.

Eine Zuordnung von *P. atrimentalis* gelingt auch dem Computerprogramm nicht. Seine morphologischen Merkmale lassen mehre gleichwertige Lösungen zu, eindeutige Synapomorphien fehlen.

4. DISKUSSION

Das von Hinkelmann (1988, Hinkelmann & Schuchmann im Druck) vorgeschlagene Kladogramm sowie die hier vorgestellten Computerbäume unterscheiden sich in einigen Punkten von bisher gebräuchlichen Auffassungen (Simon 1921, Peters 1945), auf denen auch heute noch alle Auflistungen der Kolibris basieren (z. B. Howard & Moore 1980, Wolters 1975–1982, Sibley & Monroe 1990). Daher erschien eine Bestätigung dieser Ergebnisse durch weitere Methoden wünschenswert.

Vergleich mit biochemischen Daten

In neuester Zeit haben Gill & Gerwin (1989) die Allozym-Verteilungsmuster für 43 Loci von 12 *Phaethornis*-Arten untersucht. Sie entsprechen den hier genannten *P. yaruqui, guy, hispidus, malaris* (bei Gill & Gerwin 1989 der Schwesterart *P. superciliosus* zugeordnet), *philippii, koepckeae, syrmatophorus, bourcieri, subochraceus, ruber, griseogularis* und *atrimentalis* (bei Gill & Gerwin 1989 der polyphyletischen „Art" *P. longuemareus* zugerechnet). An einigen dieser Arten wurden zusätzliche 36 bzw. 38 Loci verglichen. Die Computerbäume dieser Analysen weichen an einigen Stellen nicht nur vom Kladogramm (Hinkelmann 1988, Hinkelmann & Schuchmann im Druck) sowie den Computerbäumen unserer Studie ab, sondern differieren je nach Art der Auswertung auch ganz erheblich untereinander. Da weiterhin mehr als die Hälfte der *Phaethornis*-Arten ebenso wie *Anopetia gounellei* nicht in die Untersuchung mit einbezogen werden konnten, ist eine direkte Vergleichbarkeit nicht gegeben. Die biochemischen Untersuchungen verbinden *P. ruber/griseogularis/atrimentalis* und *P. yaruqui/guy/malaris/syrmatophorus* bei allen Bäumen stets in gleicher Anordnung. Die Positionen von *P. bourcieri*, *P. hispidus*, *P. philippii* und *P. koepckeae* variieren demgegenüber erheblich. *P. subochraceus* erscheint in allen Bäumen als Schwesterart von *P. ruber/griseogularis/atrimentalis*.

Im Vergleich mit den morphologischen Untersuchungen zeigt sich, dass *P. ruber/griseogularis/atrimentalis*, die als einzige Vertreter der „kleinen" Arten (untere Artengruppe in Abb. 1, 3–6) in die Untersuchung von Gill & Gerwin (1989) einbezogen wurden, in gleicher Position erscheinen. Auch das Artenpaar *P. yaruqui/guy* ist als solches ausgewiesen. Alle übrigen Positionierungen weichen von unseren Ergebnissen ab. Die Autoren selbst geben für die Differenzen zwischen ihren Bäumen keine Erklärungen.

Verwandtschaft oder Artefakt?

Die Übereinstimmungen zwischen den Ergebnissen der kladistischen Analyse (Kladogramm, Abb. 1) und den durch den Computer errechneten Bäumen (Abb. 3–6, Tab. 2) nahmen nach der neuerlichen Überprüfung der Merkmale und ihrer Neukodierung deutlich zu.

Unterschiede blieben in den Verzweigungen auf höherer systematischer Ebene bestehen, d. h. bei weiter zurückliegenden Entwicklungsschritten, den HTUs (hypothetical taxonomic units; gleichbedeutend mit Vorfahren). Hier fehlen morphologische Informationen von Zwischenformen in Transformationsreihen (etwa bei der Ausbildung und sekundären Reduktionen zusätzlicher Binden in den Oberschwanzdeckenfedern, Merkmale 11, 14, 15, Tab. 1; 8, 9, 10, 12, Tab. 3) und eine geringe Zahl von Synapomorphien, vermutlich als Folge von langzeitig nur wenig oder gar nicht veränderten Lebensräumen, die eine eindeutige Zuordnung erschweren bzw. mehrere mögliche Lösungen zulassen.

Auch im empirisch ermittelten Kladogramm konnte in einigen Fällen die Anordnung der Arten nicht alleine auf der Basis von morphologischen Synapomorphien erfolgen (Abb 1; Buchstaben A–D):

A. *P. superciliosus* und *P. malaris* zeigen gegenüber *P. longirostris* keine morphologischen Synapomorphien und die Nominatformen beider Arten sind in einem begrenzten Gebiet sympatrisch verbreitet. Ihre dort deutlich verschiedenen Körpermassen weisen außerdem auf unterschiedliche Nahrungsnischen hin. Die Einstufung von *P. superciliosus* und *P. malaris* als Schwesterarten erfolgte hier aufgrund ihrer Biogeographie. Beide sind auf das ostandine Tiefland beschränkt, während ihre gemeinsame Schwesterart *P. longirostris* in den Tieflandgebieten Mittelamerikas und des westandinen Südamerika weit verbreitet ist.

B. *P. idaliae* und *P. longuemareus* teilen eine einzige Autapomorphie (69; Tab. 1) mit *P. atrimentalis*, bei dem sie aber auch als Konvergenz entstanden sein könnte. Die Anordnung der beiden erstgenannten Taxa als Schwesterarten erklärt sich in erster Linie aus der Merkmalsübereinstimmung der ♀ in allen Gefiedermerkmalen, sie unterscheiden sich lediglich in der Körpermasse (*P. idaliae* ist signifikant kleiner als *P. longuemareus*). Während die ♂ bei *P. longuemareus* sich im Gefieder kaum von den ♀ unterscheiden, weisen die ♂ von *P. idaliae* drei Autapomorphien (Merkmale 40, 58, 64, Tab. 1) auf.

C. Innerhalb der Verwandtschaftsgruppe *P. (atrimentalis)/ruber/stuarti/griseogularis/striigularis* weist das letzte Artenpaar keine morphologischen Synapomorphien auf, doch liefern Biogeographie und Ökologie deutliche Hinweise: Während *P. ruber/stuarti* das ostandine Tiefland besiedeln, lebt *P. striigularis* in entsprechenden Habitaten in Mittelamerika und im tropischen Südamerika westlich der Anden. Das Verbreitungsgebiet von *P. griseogularis* grenzt in höheren Lagen der Anden an das von *P. striigularis* und erstreckt sich bis zu den südvenezolanischen und guyanischen Tafelbergen. Im ostandinen Tiefland kommt die Art nur in niederschlagsarmen Gebieten vor, wo *P. ruber/stuarti* fehlen.

D. *P. atrimentalis* ist auf der alleinigen Basis von morphologischen Kriterien nicht eindeutig zuzuordnen, sondern verbindet Synapomorphien von *P. idaliae/longuemarens* (69) sowie *P. ruber/stuarti* (39, 63) miteinander.

Die Verbreitungsgebiete der übrigen Arten, ihre jeweiligen Habitate, ihre spezifischen ökologischen Nischen, ihre Höhenpräferenzen und ihre Artbildungsmuster stehen widerspruchsfrei im Einklang mit diesem Ergebnis (HINKELMANN 1990 b).

WÄGELE (1994) setzt eine Rekonstruktion des morphologischen Grundmusters der jeweils untersuchten monophyletischen Einheit als a-priori-Entscheidung für eine Merkmalskodierung voraus. Wir möchten ergänzend eine umfassende Kenntnis der Biologie aller zu analysierenden Arten (bzw. Taxa) und ihrer nächsten, ggf. auch weiteren Verwandten fordern, da nur in einem holistischen Ansatz die Lesrichtung von Merkmalsveränderungen eindeutig festzulegen wäre. In der Praxis scheitert dies jedoch (nicht nur bei den hier untersuchten Kolibri-Arten) daran, dass von vielen Organismen kaum Einzelheiten ihrer Biologie, insbesondere ihrer Ethologie, bekannt sind (für *Phaethornis*: HINKELMANN & SCHUCHMANN im Druck).

Das Problem der Merkmalsauswahl und der Polarisierung von Merkmalszuständen lässt sich auch nicht generell durch den (unkritischen) Einsatz von phylogenetischen Computerprogrammen lösen. Bei der Ermittlung der Verwandtschaftverhältnisse können zwar prinzipiell alle Merkmale und auch alle Lesrichtungen für Merkmalszustände „naiv" vorgeschlagen werden (offen zu sein für die Änderung von Merkmalszuständen in allen Richtungen, ist gerade bei PAUP das zugrunde liegende Prinzip) und die Programme machen auch Vorschläge zur Lesrichtung von Merkmalsveränderungen, nehmen dem Anwender aber nicht die kritische Entscheidung bzw. die Überprüfung dieser Vorschläge ab. Auch außerhalb des Datenmaterials liegende, z. B. biogeographisch begründete Entscheidungen, welche Merkmale als (Syn)Apomorphien oder Homoplasien zu bewerten sind, kann ein Computerprogramm nach einer Matrix aus morphologischen Diagnosemerkmalen nicht treffen. Es ist der Plastizität des Erkennens und Wissens um Nebenumstände, die bei der Erstellung eines traditionellen Kladogramms oft unbewusst mit in die Analyse einfließen, unterlegen, weil es alle Alternativen, selbst „unsinnige" als Möglichkeiten mitberücksichtigt.

Dies sind nicht nur die unbegründeten Verzweigungen, die sog. Nullwertannahmen (LORENZEN 1992), sondern auch fehlende Logik bei der Umkehr von Merkmalen (Reduktionsreihen). Beispielsweise war die monophyletische Einheit von *P. subochraceus, P. augusti* und *P. pretrei* aufgrund mehrerer offensichtlicher Parallelentwicklungen (Merkmale 11, 68, 71, Tab. 1) aus den vorgegeben morphologischen Daten vom Programm nicht abzulesen. Es schlug zwangsläufig *P. subochraceus* als Schwesterart zur Gruppe der 15 „großen" Arten (vgl. Abb. 3) vor. Diese Abtrennung basierte auf zwei Merkmalen: Während Merkmal 8 (Farbe und Form der submedianen Steuerfedern) im empirischen Kladogramm als Synapomorphie aller drei Arten zum Tragen kam, bewertete es der Computer als Homoplasie, die einmal bei *P. subochraceus* und wiederum beim gemeinsamen Vorfahren der Artengruppe *P. augusti* und *P. pretrei* entstanden sein sollte. Merkmal 42 (Form des Bartstreifens) ist hingegen als Autapomorphie von *P. subochraceus* ein von PAUP überbewertetes „schlechtes" Merkmal ohne phylogenetischen Aussagewert. Jedoch führte erst die nach den eingangs erwähnten tiergeographischen Überlegungen unsinnige Topologie zur erneuten kritischen Merkmalsüberprüfung und Entdeckung neuer, versteckter Synapomorphien (Aufspaltung der Merkmale 11 aus Tabelle 2 in die Merkmale 8, 9, 10 der Tabelle 4; 68 in 47 und 48; 71 in 38, 39, 40), die letztlich auch bei PAUP zu einem deckungsgleichen Baum führten. Ergebnisse der Computerkladistik stehen und fallen, wie auch diese Arbeit zeigen kann, mit der Auswahl, empirischen Bewertung und Kodierung ihrer Merkmale, der Anzahl verfügbarer Merkmale und sind ebenfalls auf eine vorausgehende Arbeitshypothese angewiesen. Wie WÄGELE (1994) und ALROY (1994) betonen, baut die Verwandtschaftshypothese stets auf der hierarchischen Information aus den Merkmalen bzw. der Datenmatrix auf. Werden im Sinne der HENNIG'schen Methode der Kladistik nur Synapomorphien, also Merkmale mit phylogenetischer Aussagekraft berücksichtigt, ist es also letztlich gleich, ob diese von einem Computer oder dem Wissenschaftler per Hand ausgewertet werden.

Die im HENNIG'schen Sinne ad-hoc-Gewichtung von Merkmalen (a priori sensu NEFF 1986) zu Synapomorphien wird vielfach, wie wir meinen fälschlicherweise, kritisiert (CROWSON 1982). Nach der Methode der wechselseitigen Erhellung im Sinne des angel-

sächsischen "checking, correcting, rechecking" (HENNIG 1982) müssen alle Teile der Verwandtschaftsbeziehung, nämlich Morphologie, Ökologie, Ethologie, Biogeographie usw., in denen sich die phylogenetische Verwandtschaft ihrer Träger widerspiegelt, bereits bei der Merkmalsaufbereitung mit herangezogen werden. Nach dem „Wahrheitskriterium" (HENNIG 1982) ergeben alle Teilstücke eines Puzzles (alle Teile der Verwandtschaftsbeziehungen) erst in richtiger Lage (nach mehrmaligem "checking, correcting, rechecking") das vollständige und korrekte Bild.

Trotz aller in dieser Arbeit geschilderten Probleme haben computergestützte kladistische Analysen einen großen heuristischen Wert: Sie können zwar keine Arbeitshypothese, also eine der Analyse vorausgehende kritische Beurteilung der Merkmale ersetzen, bieten aber ein objektives Hilfsmittel zur selbstkritischen Bewertung der Daten und können auf Fehlbewertungen aufmerksam machen, wie diese Arbeit belegt. Ihre Ergebnisse sind jederzeit wiederholbar und damit auch von anderen überprüfbar, die keine oder nur geringe Kenntnisse der betreffenden Organismengruppe besitzen. Computer sind zwar objektiver und arbeiten präziser, unterliegen aber ihren eigenen Fehlerquellen (siehe z.B. COLLESS 1995), die im jeweils verwendeten Algorithmus begründet sind. Gerade das von uns eingesetzte Computerprogramm PAUP 2.4.1. ist deswegen in die Kritik geraten (LORENZEN 1992). Eine neue, in diesem Punkt verbesserte Version 3.0 stand bis zur Fertigstellung des Manuskriptes für den PC nicht zur Verfügung.

Danksagung. Wir danken den Kustoden der im Appendix genannten Institutionen für die Bereitstellung von Balgmaterial aus ihren Sammlungen. Für kritische Anregungen und Durchsicht des Manuskriptes danken wir Herrn M. Schmitt, K.-L. Schuchmann und zwei anonymen Referenten. Die Grafiken gestaltete Frau S. Rick.

LITERATUR

ALROY, J. (1994): Four Permutation Tests for the Presence of Phylogenetic Structure. Systematic Biology **43**: 430–437.

ARP, W. (1957): Observaciones sobre el comportamiento en grupo del Phaetornis (sic) longuemarcus (Aves-Trochilidae). Boletín de la Socidead Venezolana de Ciencias Naturales **17**: 156-168.

BLEIWEISS, R., KIRSCH, J. A. W. & MATHEUS, J. C. (1994): DNA-DNA hybridization evidence for subfamily structure among hummingbirds. Auk **111**: 8–19.

CABANIS, J., & F. HEINE (1860): Museum Heineanum. Verzeichnis der ornithologischen Sammlung des Oberamtmann Ferdinand Heine auf Gut St. Burchard vor Halberstadt. III. Halberstadt.

COLLESS, D. H. (1995): Relative Symmetry of Cladograms and Phenograms: An Experimental Study. Systematic Biology **44**: 102–108.

CRACRAFT, J. (1983): Species Concepts and Speciation Analysis. Current Ornithology **1**: 159–187.

CROWSON, R. A. (1982): Computers versus imagination in the reconstruction of phylogeny. 245-255 in: JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E. (eds.) Problems of phylogenetic reconstructions. Academic Press, London.

DAVIS, T. A. W. (1934): Notes on displays in the hummingbirds *Phaethornis superciliosus* (Linn.) and *Pygmornis ruber* (Linn.). Ibis **13.4**: 732–738.

DAVIS, T. A. W. (1958): The displays and nests of three forest hummingbirds of British Guiana. Ibis **100**: 31–39.

FARRIS, J. S. (1970): Methods for computing Wagner trees. Systematic Zoology **28**: 200–214.

FARRIS, J. S. (1989): The retention index and the rescaled consistency index. Cladistics **5**: 417–419.

FOREY, P. L., HUMPHRIES, C. J., KITCHING, I. J., SCOTLAND, R. W., SIEBERT, D. J. & WILLIAMS, D. M. (1992): Cladistics. A Practical Course in Systematics. Clarendon Press, Oxford.

GILL, F. B. & GERWIN, J. (1989): Protein relationships among hermit hummingbirds. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **141**: 409–421.

GOULD, J. (1861): An introduction to the Trochilidae or family of humming-birds. Taylor and Francis, London.

GRANTSAU, R. (1968): Uma nova espécie de *Phaethornis* (Aves, Trochiliidae). Papéis avulsos de Zoologia São Paulo **22**: 57–59.

GUYER, C. & SLOWINSKI, J. B. (1991): Comparison of observed phylogenetic topologies with null expectations among three monophyletic lineages. Evolution **45**: 340–350.

HARGER, M. & LYON, D. (1980): Further observations of lek behaviour of the Green Hermit hummingbird *Phaethornis guy* at Monteverde, Costa Rica. Ibis **122**: 525–530.

HENNIG, W. (1982): Phylogenetische Systematik. Paul Parey, Berlin – Hamburg.

HILTY, S. L. (1975): Year-round attendance of White-whiskered and Little Hermits, *Phaethornis* spp. at singing assemblies in Colombia. Ibis **117**: 382–384.

HILTY, S. L. & BROWN, W. L. (1986): A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton, N.J.

HINKELMANN, C. (1988): Taxonomie, geographische Variation und Biogeographie der Gattung *Phaethornis* (Aves, Trochilidae). Inaugural-Dissertation, Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn.

HINKELMANN, C. (1990a): Biogeographie und Systematik tropischer Kolibris. pp. 25-30 in VAN DEN ELZEN, R., SCHUCHMANN, K.-L. & SCHMIDT-KOENIG, K. (eds.) Current topics in avian biology. Proceedings of the International 100. DO-G Meeting Bonn 1988.

HINKELMANN, C. (1990b): Importance of ecological factors in hermit hummingbird (Aves: Trochilidae) biogeography. pp. 373-380 in: PETERS, G. & HUTTERER, R. (eds.) Vertebrates in the Tropics. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

HOWARD, R., & MOORE, A. (1980): A complete checklist of the birds of the world. Oxford University Press, Oxford etc.

JOHNSGARD, P. A. (1983): The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

KITCHING, I. J. (1992): The determination of character polarity. pp. 22-43 in: FOREY, P. L. et al. (eds.) Cladistics, a practical course in systematics. Clarendon Press. London.

LORENZEN, S. (1992): PHYLIP, PAUP, and HENNIG86 need improvement. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung **30**: 249–255.

LORENZEN, S. & SIEG, J. (1991): PHYLIP, PAUP, and HENNIG86 how reliable are computer parsimony programs used in systematics? Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung **29**: 466–472.

LUCKOW, M. & PIMENTEL, R. A. (1985): An Empirical Comparison of Numerical Wagner Computer Programs. Cladistics **1**: 47–66.

MAYR, E. (1942): Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.

MAYR, E. (1963): Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

MAYR, E. (1982): The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution, and Inheritance. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

MCKITRICK, M. & ZINK, R. M. (1988): Species Concepts in Ornithology. Condor **90**: 1–14.

MOBBS, A. J. (1971): Notes on the Reddish Hermit hummingbird. Aviculture Magazine **77**: 160–163.

MOOERS, A. O., PAGE, R. D. M., PURVIS, A. & HARVEY, P. H. (1995): Phylogenetic noise leads to unbalanced cladistic tree reconstructions. Systematic Biology **44**: 332–342.

NEFF, N. A. (1986): A rational basis for a priori character weighting. Systematic Zoology **35**: 110–123.

NICHOLSON, E. M. (1931): Communal display in hummingbirds (sic). Ibis **13.1**: 74–83.

PETERS, J. L. (1945): Check-list of birds of the world. 5. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

PLATNICK, N. I. (1987): An Empirical Comparison of Microcomputer Parsimony Programs. Cladistics **3**: 121–144.

PLATNICK, N. I. (1989): An Empirical Comparison of Microcomputer Parsimony Programs, II. Cladistics **5**: 145–161.

ROHLF, F. J. & WOOTEN, M. C. (1988): Evaluation of the restricted maximum likelihood method for estimating phylogenetic trees using simulated allele-frequency data. Evolution **42**: 581–595.

ROHLF, F. J., CHANG, W. S., SOKAL, R. R. & KIM, J. (1990): Accuracy of estimated phylogenies: Effects of tree topology and evolutionary model. Evolution **44**: 1761–1684.

RUSCHI, A. (1982): Beija-flores do Estado do Espirito Santo. Editora Rios, São Paulo.

RUSCHI, A. (1986): Aves do Brasil. 4. Beija-flores. Editora Rios, Rio de Janeiro.

SANDERSON, M. J. (1990): Flexible Phylogeny Reconstruction: A Review of Phylogenetic Inference Packages Using Parsimony. Systematic Zoology **39**: 414–420.

SCHUCHMANN, K.-L. (1987): First record of the Grey-chinned Hermit (*Phaethornis griseogularis*) west of the Colombian Andes with notes on the display of the species. Wilson Bulletin **99**: 122–124.

SCHUCHMANN, K.-L. (1995): Lek-Verhalten von *Phaethornis guy* in Südwestkolumbien. Journal für Ornithologie **136**: 213–217.

SIBLEY, C. G. & MONROE, B. L. (1990): Distribution and taxonomy of birds of the world. Yale University Press, New Haven – London.

SICK, H. (1993): Birds in Brazil. Princeton University Press, Princeton, N.J..

SIMON, E. (1921): Histoire naturelle des Trochilidae (synopsis et catalogue). Encyclopédie Roret, L. Mulo, Paris.

SKUTCH, A. F. (1951): Life history of Longuemare's Hermit hummingbird. Ibis **93**: 180–195.

SKUTCH, A. F. (1964): Life histories of hermit hummingbirds. Auk **81**: 5–25.

SNOW, B. K. (1973): The behavior and ecology of hermit hummingbirds in the Kanaku (sic) Mountains, Guyana. Wilson Bulletin **85**: 163–177.

SNOW, B. K. (1974): Lek behaviour and breeding of Guy's Hermit hummingbird *Phaethornis guy*. Ibis **116**: 278–297.

SNOW, B. K. (1977): Comparison of the leks of Guy's Hermit hummingbird *Phaethornis guy* in Costa Rica and Trinidad. Ibis **119**: 211–214.

SNOW, B. K. (1981): Relationships between hermit hummingbirds and their food plants in eastern Ecuador. Bulletin of the British Ornithologists' Club **101**: 387–396.

SNOW, D. W. (1968): The singing assemblies of Little Hermits. Living Bird **7**: 47–55.

STILES, F. G. & WOLF, L. L. (1979): Ecology and evolution of lek mating behavior in the Long-tailed Hermit hummingbird. Ornithological Monographs **27**.

SWOFFORD, D. L. (1985): PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 2. 4. Illinois Natural History Survey, Champaign.

WÄGELE, J. W. (1994): Review of methodological problems of "Computer cladistics" exemplified with a case study on isopod phylogeny (Crustacea: Isopoda). Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutions-Forschung **32**: 81–107.

WÄGELE, J. W. (1995): On the information content of characters in comparative morphology and molecular systematics. Journal of zoological Systematics and evolutionary Research **33**: 42–47.

WAGNER, W. J. (1961): Problems in the classification of ferns. Recent Advances in Botany **1**: 841–844.

WHEELER, Q. D. (1986): Character Weighting and Cladistic Analysis. Systematic Zoology 35: 102–109.

WILEY, E. O. (1981): Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. Wiley Interscience, New York.

WOLTERS, H. E. (1975-82): Die Vogelarten der Erde. Paul Parey, Hamburg – Berlin.

ZUSI, R. L. (1980): On the subfamilies of hummingbirds. Abstract 98th AOU meeting. Colorado.

ZUSI, R. L. & G. D. BENTZ (1982): Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. Proceedings of the biological Society of Washington **95**: 412–420.

Anschriften der AutorInnen: Dr. Christoph HINKELMANN: Eisenbahnweg 5a, D-21337 Lüneburg; Dr. Renate VAN DEN ELZEN (Korrespondenz): Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. E-mail: r.elzen.zfmk@uni-bonn.de

Eingegangen: 02.01.1998
Angenommen: 01.05.2002
zuständiger Herausgeber: R. HUTTERER (M. SCHMITT)

Appendix

Nachweis des untersuchten Materials; Arten nach Sammlungen und Anzahl untersuchter Individuen aufgeschlüsselt. AMNH: American Museum of Natural History, New York; ANSP: The Academy of Natural Sciences of Philadelphia; BMNH: British Museum (Natural History), Tring; CMNH: Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh; FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago; LACM: Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles; LSUMNS: Lousiana State University, Museum of Natural Sciences, Baton Rouge; MCZ: Museum of Comparative Zoology, Harvard; MNHB: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin; NHMW: Naturhistorisches Museum Wien; NMFS: Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main; NMNH: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.; PMNH: Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven; RNHL: Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden; ROM: Royal Ontario Museum, Toronto; SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart; SMTD: Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden; UMMZ: Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor; UNIFEM: INDERENA, Bogotá; ZFMK: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn; ZMUC: Zoologisk Museum Kobenhavn (Zoological Museum, University of Copenhagen); ZSM: Zoologische Staatssammlung München.

Phaethornis squalidus (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. rupurumii* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. longuemareus* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. idaliae* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. atrimentalis* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. stuarti* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. ruber* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. griseogularis* ssp. (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. (g.) porcullae* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. striigularis* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. nattereri* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. - *P. subochraceus* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. pretrei* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. augusti* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. eurynome* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. anthophilus* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. bourcieri* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. longirostris* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. malaris* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. superciliosus* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. syrmatophorus* ssp. (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. (s.) columbianus* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. koepckeae* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *P. philippii* (16): AMNH 8, BMNH 5, MCZ 1, NHMW 1, NMNH 1. – *P. hispidus* (55): AMNH 17, ANSP 1, CMNH 1, FMNH 2, LSUMNS 2, MCZ 2, MNHB 1, NHMW 9, NMFS 1, NMNH 4, PMNH 1, RNHL 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZFMK 5, ZMUC 2, ZSM 2, UNIFEM 1. – *P. yaruqui* (78): AMNH 46, ANSP 2, CMNH 8, FMNH 5, MCZ 8, MNHB 4, NMNH 1, RNHL 1, SMTD 1, UMMZ 1, ZSM 1. – *P. guy* (84): AMNH 29, BMNH 14, CMNH 2, FMNH 2, LACM 1, MCZ 11, MNHB 2, NHMW 4, NMNH 1, RNHL 8, ROM 2, SMNS 1, UMMZ 1, ZSM 6. – *Anopetia gounellei* (8): AMNH 4, FMNH 3, NHMW 1.